ADANSONIA, ser. 2, 13 (2) 145-171, 1973.

NOTES CYPÉROLOGIQUES :
19. CONTRIBUTION A LA CLASSIFICATION DE LA SOUS-FAMILLE DES *CYPEROIDEÆ*

par J. RAYNAL

RÉSUMÉ : Les apports récents de l'embryographie, de l'anatomie et de la physiologie permettent d'épurer la tribu des *Scirpeæ* de trois éléments étrangers : *Scirpus* sect. *Nemum*, *S.* sect. *Squarrosi* et *Ficinia lipocarphioides*, qui constituent trois genres (dont deux nouveaux) se classant l'un dans la tribu des *Fimbristylideæ* — dont la définition est précisée —, les deux autres dans celle des *Cypereæ*. Trois nouvelles espèces annuelles sont décrites dans *Mariscus*, *Lipocarpha* et *Ascolepis*. Des constructions phylogéniques récentes sont examinées de façon critique; un modèle évolutif plus satisfaisant est proposé pour l'ensemble de la sous-famille des *Cyperoideæ*.

SUMMARY : Recent contributions to embryography, anatomy and physiology make possible to extract from the *Scirpeæ* three alien taxa: *Scirpus* sect. *Nemum*, *S.* sect. *squarrosi*, *Ficinia lipocarphioides* become as many genera; the first of them belongs to the tribe *Fimbristylideæ*, the circumscription of which is made more precise; the others are true *Cypereæ*. Three new annuals are described within *Mariscus*, *Lipocarpha* and *Ascolepis*. Some recent phylogenetic diagrams are discussed, and a more satisfactory model is proposed.

De l'aveu de nombreux cypérologues, le genre *Scirpus* au sens large, tel qu'il est encore compris dans de nombreux travaux monographiques ou floristiques, est manifestement hétérogène. Dès le XIXe siècle certains auteurs comme NEES ou PALLA (19) avaient tenté de le diviser. Ces divisions, créant des entités sans doute plus homogènes et naturelles, restaient fondées sur des aspects purement morphologiques d'importance discutable. Non convaincus, la majorité des auteurs conservèrent une conception du genre encore très large quoique fort amenuisée depuis LINNÉ, tout le monde s'accordant à considérer des genres comme *Fimbristylis*, *Bulbostylis*, *Fuirena*, *Eleocharis* comme solidement établis.

Scirpus sensu lato est en effet manifestement un genre résidu, regroupant toutes les Cypéroïdées ne montrant pas quelque trait morphologique spécialisé : distichie de l'épillet (Cypérées), stylobase différenciée (Fimbristylidées), soies hypogynes pétaloïdes (*Fuirena*) ou multiples (*Eriophorum*). Il est normal qu'un tel résidu soit un rassemblement polyphylétique de genres d'affinités variées mais n'ayant pas, pour une raison ou une autre, développé le caractère morphologique qui aurait permis leur extraction.

Timidement, et surtout dans des flores européennes, ont depuis quelque temps reparu les « petits » genres de NEES et de PALLA. L'hétérogénéité de *Scirpus s. lat.* a en effet été brillamment confirmée par des travaux embryologiques modernes (**24**); la nécessité d'une division s'impose de plus en plus, l'obstacle le plus gênant demeurant l'absence d'une révision d'ensemble récente de ce groupe important.

Nos travaux sur les types photosynthétiques des Cypéracées (**15**, **22**) redonnent un intérêt certain à la tentative de classification anatomique de RIKLI (**23**) et nous amènent à dissocier non seulement de *Scirpus* mais aussi de la tribu des Scirpées deux sections, la sect. *Squarrosi* Cherm. et la sect. *Nemum* (Desv. ex Ham.) C.B. Cl. Seules dans *Scirpus s. lat.* ces sections ont à la fois une anatomie foliaire chlorocypérée (dite aussi « Kranz ») et une photosynthèse « en C_4 » ou encore de « Hatch & Slack ».

A. — RÉHABILITATION DU GENRE *NEMUM* Desv. ex Ham.

VAN DER VEKEN (**24**) avait déjà établi que, seule de tout le genre *Scirpus*, la sect. *Nemum* montrait un embryon de type *Bulbostylis*, rencontré chez les seuls autres genres *Bulbostylis* et *Nelmesia*.

L'anatomie foliaire de cette section n'avait pas été étudiée à notre connaissance; nous donnons ici (fig. 1, B) un fragment de coupe transversale de feuille montrant une anatomie non seulement de type chlorocypéré (chlorenchyme rayonnant autour du faisceau cribro-vasculaire) mais encore semblable au sous-type décrit (METCALFE, **18**) dans les genres *Fimbristylis*, *Bulbostylis*, *Crosslandia*, *Nelmesia*, qui avec le genre *Eleocharis* constituent la tribu — bien distincte à notre avis — des *Fimbristylideae* Cherm. Ce sous-type, caractérisé par une gaine périvasculaire à 3 assises (2 parenchymateuses encadrant une sclérenchymateuse) diffère du sous-t3pe présenté par les *Cypereae*, à 2 assises (interne parenchymateuse. (externe sclérenchymateuse).

Nemum est, pour nous, beaucoup plus affine de *Bulbostylis* que de *Scirpus;* il ne lui manque, en fait, que la stylobase — encore en trouve-t-on un reste minime chez *N. equitans*, espèce d'ailleurs classée d'abord dans *Scirpus*, puis dans *Bulbostylis.* Mais les caractères suivants l'éloignent à coup sûr des vraies Scirpées :

1. L'anatomie chlorocypérée de type fimbristyloïde, associée à une photosynthèse évoluée de type en C_4, confirmée par les valeurs du $\delta^{13}C$.
2. L'embryon de type *Bulbostylis.*
3. La distichie des feuilles basilaires, peu nette dans l'espèce-type, à feuilles peu nombreuses et gaines mal imbriquées (spirodistichie de toute façon probable), très stricte dans les autres espèces. Ce caractère était déjà noté par l'auteur de cette espèce comme aberrant pour un *Scirpus.*
4. La présence de longs poils laineux au sommet des gaines, caractère très fréquent chez *Bulbostylis.*

5. Les glumes coriaces brunes ciliées sur les marges, caractère également fréquent chez *Bulbostylis*.

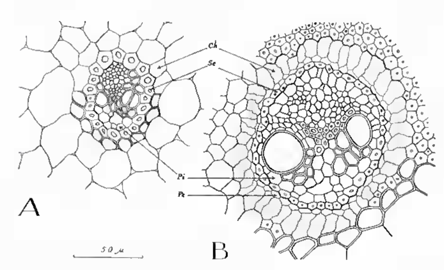


Fig. 1. — Coupes transversales de faisceaux cribro-vasculaires montrant les deux types de structure chlorocypérée. — *Ch*, chlorenchyme rayonnant autour des faisceaux; *Sc*, gaine scléreuse; *Pi*, gaine parenchymateuse interne; *Pe*, gaine parenchymateuse externe. — **A. Mariscus malawicus** J. Rayn. (d'après *Robinson* 4 440, type), structure chlorocypérée cypéroïde : une gaine parenchymateuse (incomplète ici) interne à la gaine scléreuse; **B. Nemum equitans** (Kük.) J. Rayn. (d'après *Robinson* 4 065), structure chlorocypérée fimbristyloïde : deux gaines parenchymateuses encadrant la gaine scléreuse.

6. Enfin un caractère encore inédit et à l'étude, mais qui semble propre aux *Fimbristylideæ:* les papilles stigmatiques longues et annelées se rétractant en accordéon après l'anthèse (fig. 2); à un faible grossissement, les épaississements annulaires de la paroi cellulaire peuvent laisser croire à un cloisonnement, mais la papille n'est jamais qu'unicellulaire. Nous n'avons rencontré cet aspect que chez *Bulbostylis*, *Fimbristylis*, *Nelmesia*, *Nemum* et *Eleocharis p. p.*, c'est-à-dire les genres constituant la tribu des *Fimbristylideæ*. Tous les autres genres étudiés à ce jour ont des papilles plus ou moins longues mais sans anneaux épaissis.

L'affinité de *Nemum* avec *Bulbostylis* n'est pas pour nous surprendre, puisque nous sommes amené à y inclure le *Bulbostylis equitans* (Kük.) Raym. Une autre espèce, récemment décrite dans *Scirpus* sect. *Nemum*, a été dénommée *bulbostylidoides;* son auteur a bien souligné sa ressemblance avec *B. equitans* mais ne semble pas y avoir vu la trace d'une affinité véritable.

Le genre *Nemum* a une histoire un peu étrange : Hamilton (5) l'a décrit d'après des notes dans l'herbier Desvaux. Toujours d'après Desvaux, l'espèce-type indiquée est *N. spadiceum* (Lam.) Desv. ex Hamilt., basée

sur *Eriocaulon spadiceum* Lam. Le matériel provient de Sierra Leone, ainsi que LAMARCK (14) l'indique clairement. Mais HAMILTON la signale, sur la foi de l'herbier DESVAUX, aux Antilles, région où le genre n'existe absolument pas. Nous n'avons malheureusement pu retrouver dans l'herbier de DESVAUX le moindre échantillon correspondant à ce protologue, victime vraisemblablement de quelque erreur d'étiquette ou de rédaction. Quoi qu'il en soit, description du genre et typification par *N. spadiceum* ne laissent planer aucune ambiguïté. Le nom générique n'a ensuite été repris que par CLARKE qui en fit une section de *Scirpus*, auquel, techniquement, le diagramme floral de *Nemum* correspond bien.

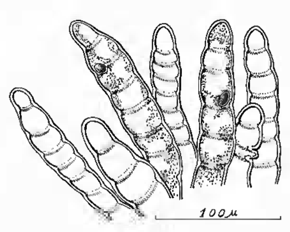


Fig. 2. — Papilles stigmatiques de **Nemum equitans** (Kük.) J. Rayn. (d'après *Robinson 5712*); la membrane montre des épaississements annulaires ne correspondant pas à des cloisons transversales; chaque papille reste unicellulaire.

Nemum compte selon nous au moins 4 espèces, toutes africaines, dont voici la clé :

— Feuilles non nettement distiques. Annuelle. Étamines 1-3, courtes (0,7-1,5 (-1,7) mm). Styles 2 .... *N. spadiceum*

— Feuilles nettement distiques, gaines imbriquées rougeâtres, pousses comprimées-aplaties. Étamines 3, longues (1,7-2,7 mm).

= Annuelle. Glumes oblongues, acuminées, à marges longuement ciliées. Styles 2 .... *N. megastachyum*

= Vivaces. Glumes à mucron droit ou nul, brièvement ciliées.

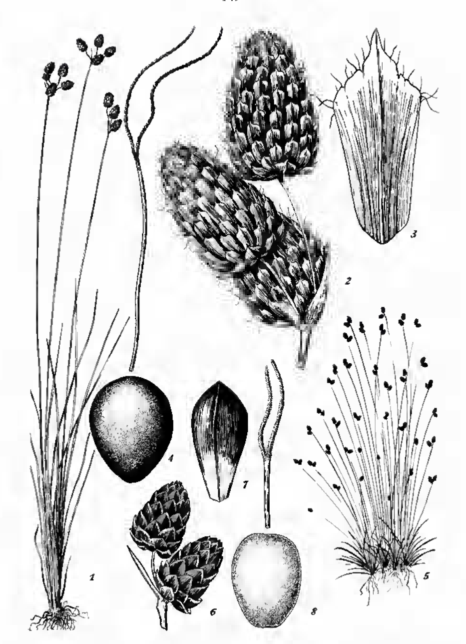
+ Stolons très courts. Styles 2 .... *N. bulbostylidoides*

+ Stolons longuement rampants. Styles 3. Feuille subcylindriques équitantes .... *N. equitans*

Nemum spadiceum (Lam.) Desv. ex Hamilt.

Prodr. Ind. Occ. : 13 (1825), *excl. pl. Humboldt.*

— *Eriocaulon spadiceum* LAM., Ill. Gen. **1** : 214 (1792).



Pl. 3. — **Nemum megastachyum** (Cherm.) J. Rayn. (*Tisserant 2360*) : **1**, vue générale × 1/4; **2**, inflorescence × 3; **3**, glume vue de dos × 15; **4**, akène et son style (caduc) × 30. — N. **spadiceum** (Lam.) Desv. ex Hamilton (*Chevalier 5980*) : **5**, vue générale × 1/4; **6**, inflorescence × 3; **7**, glume vue de dos × 15; **8**, akène et son style (caduc) × 30.

— *Schœnus spadiceus* (LAM.) VAHL, Enum. 2 : 210 (1805).

— *Scirpus spadiceus* (LAM.) BOCK., Linnæa 36 : 493 (1870), *nom. illeg.*, *non* LINNÉ.

— *S. briziformis* HUTCH., Fl. W. Trop. Afr., ed. 1, 2 : 466 (1936).

— *S. ustulatus* PODL., Mitt. Bot. Staatssamml. Münch. 4 : 117 (1961), *nom. illeg.*

— *S. angolensis* C.B. CL. var. *briziformis* (HUTCH.) HOOPER, Kew Bull. 26 : 580 (1972); Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 3 (2) : 309 (1972).

TYPE : *Smeathmann s. n.*, Sierra Leone, communic. Thouin (P-LA!).

Plateaux latéritiques humides (*bowé, pengbélé*) du Sénégal méridional à l'Uganda et la Zambie. Indiqué à tort de Mauritanie (1, p. 190). Pl. 3, *5-8*.

Pour S. HOOPER, *loc. cit.*, *S. angolensis* Böck. n'est pas spécifiquement distinct de la plante septentrionale; c'est pour nous un point que seul l'examen détaillé du type de *S. angolensis* et de l'ensemble du matériel de cette plante variable nous permettra d'éclaircir.

Nemum megastachyum (Cherm.) J. Rayn., *stat. et comb. nov.*

— *Scirpus angolensis* var. *megastachyum* CHERM., Arch. Bot. Caen 4, Mém. 7 : 25 (1931).

SYNTYPES : *Tisserant 156, 196, 1709, 1979, 2360*, République Centrafricaine (P!). LECTOTYPE : *Tisserant 2360*, Yonguya, 16.11. 1927 (P!).

Plateaux latéritiques humides de la République Centrafricaine et du Zaïre septentrional. Pl. 3, *1-4*.

Nemum bulbostylidoides (S. Hooper) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus bulbostylidoides* S. HOOPER, Kew Bull. 26 : 581 (1972). (« *bulbostyloides* »); Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 3, (2) : 309 (1972), *orth. mut.*

TYPE : *Boughey GC 18165*, Mt. Nimba (K).

Hauts plateaux et montagnes d'Afrique occidentale : Guinée, Sierra Leone, Côte d'Ivoire. Pl. 4, *1-5*.

Nemum equitans (Kük.) J. Rayn., *comb. nov.*

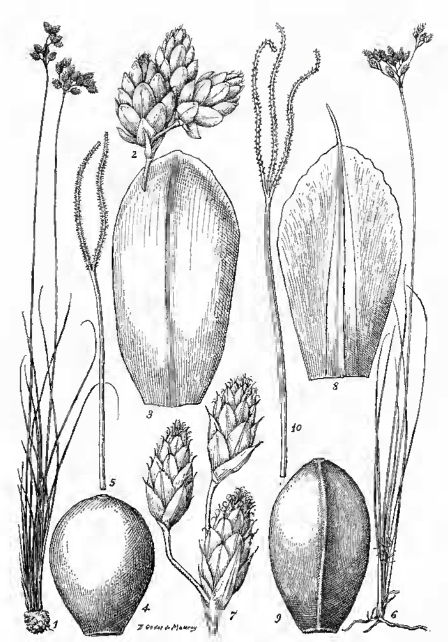
— *Scirpus equitans* KÜK., Wiss. Ergebn. Schwed. Rhod.-Kongo Exped. 1911-12, 1 : 7 (1921).

— *Bulbostylis equitans* (KÜK.) RAYM., Mém. Jard. Bot. Montréal 55 : 38 (1962).

TYPE : *Fries 531*, R. Bulelo, Katanga.

Hauts plateaux d'Angola, Zaïre méridional et Zambie. Pl. 4, *6-10*.

Tel que nous le définissons, *Nemum* apparaît comme un petit genre très naturel, dont les espèces se ressemblent non seulement par la morphologie végétative et inflorescentielle mais encore par l'écologie : toutes fréquentent les petits marécages temporaires sur dalles rocheuses ou latéritiques, ou de savane d'altitude, si riches en espèces intéressantes, et si développés en Guinée et en Afrique Centrale et Orientale. Il ne faut pas négliger que c'est également sur ces *pengbélé* d'Afrique Centrale que croît le rare *Nelmesia melanostachya* Van der Vek., genre monotypique bien net mais sans doute taxonomiquement très proche de *Nemum*.



Pl. 4. — **Nemum bulbostylidoides** (S. Hooper) J. Rayn. (*Jacques-Félix 1922*) : **1**, vue générale × 1/3; **2**, rameau d'inflorescence × 3; **3**, glume × 15; **4** et **5**, akène et son style (caduc) × 30. — **Nemum equitans** (Kuk.) J. Rayn. (6 à 8 d'après *Robinson 5712*, 9 et 10 d'apres *Robinson 2681*) : **6**, vue générale × 1/3; **7**, rameau d'inflorescence × 3; **8**, glume × 15; **9** et **10**, akène et son style (caduc) × 30.

B. — DEUX GENRES NOUVEAUX DE CYPÉRÉES

Étudiant en 1968 les *Scirpus* sect. *Squarrosi* (*S. squarrosus* L., *S. rehmannii* Ridl., *S. kernii* Raym.) et les comparant aux *Ascolepis pusilla* Ridl. et *A. dipsacoides* (Schum.) J. Rayn., nous soulignions **(21)** l'extraordinaire ressemblance entre toutes ces plantes ainsi qu'avec certains *Lipocarpha*, ressemblance cause de multiples confusions. Dans ce travail, nous ne parlions de *S. hystrix* Thunb. que pour faire état des différences qui l'écartent nettement des *S.* sect. *Squarrosi* (p. 92 : « il est difficile de comprendre comment ces plantes ont pu être confondues »). Nous n'avons sans doute pas été assez explicite, puisque Haines & Lye (**4**, p. 480), nous citant, traitent les 4 *Scirpus* comme appartenant à un groupe homogène, qu'ils transfèrent en bloc au genre *Isolepis*.

Dans ce même article de 1968 nous proposions (p. 94) une hypothèse expliquant la similitude de diagramme floral entre la sect. *Squarrosi* et le reste du genre *Scirpus* par l'évolution poussée à l'extrême d'un épillet devenu uniflore et n'ayant gardé qu'une pièce axillante. Cette « évolution par réduction aboutirait à « régénérer » le type *Scirpus* après un cycle complet de floralisation d'une inflorescence ». Nous en déduisions une nécessité d' « éclater ce genre artificiel ». Notre hypothèse n'était toutefois fondée que sur une ressemblance morphologique; notre raisonnement ne traduisait que la conclusion logique de l'évolution menant de l'épillet de *Cyperus* à la « fleur » de *Lipocarpha* ou *Ascolepis*, évolution elle-même proposée depuis longtemps (Holm, **6**) mais n'ayant recueilli que récemment l'accord à peu près unanime des cypérologues. Encore aujourd'hui, les genres *Lipocarpha* et *Ascolepis* sont souvent placés, dans des travaux floristiques, dans la tribu des Scirpées; aussi notre hypothèse nous avait-elle paru insuffisamment étayée pour conduire à la création d'un genre, d'autant que nous ignorions à l'époque les résultats de Van der Veken **(24)** et que nous n'accordions pas toute leur importance aux faits anatomiques pourtant mis en évidence dans ce groupe par Chermezon **(2)**.

Van der Veken avait découvert que toute une fraction du genre *Scirpus* possède un embryon de type *Cyperus*, soit les sections *Eleogiton*, *Isolepis*, *Holoschœnus*, *Oxycaryum*, *Desmoschœnus*, et *Micranthi* (celle-ci incluant la sect. *Squarrosi* Cherm.). Le genre *Scirpus s. lat.* n'offre pas moins de cinq types d'embryon différents, soit tous les types reconnus par Van der Veken dans la sous-famille. L'auteur, prudent, souligne l'intérêt qu'il y aurait à diviser *Scirpus*, mais ne prend pas de décision taxonomique définitive. Il note que les *S.* sect. *Micranthi*, « seul taxon dans *Scirpus s. l.* dont l'anatomie est chlorocypéro'de, ont des affinités avec *Cyperus* sect. *Dichostylis* et avec *Hemicarpha*, qu'un nouvel examen comparatif s'impose pour déterminer leur statut exact ». Malgré une légère erreur (seule la sect. *Squarrosi* a une anatomie chlorocypéroïde, et non la totalité de lq sect. *Micranthis s. lat.*) Van der Veken semble bien avoir suggéré de faire de ce groupe un genre à part.

Fortement influencés par le travail de VAN DER VEKEN, HAINES & LYE (**4**) et LYE (**16, 17**) décidèrent, dans le cadre de leur travail sur les Cypéracées de l'Uganda, de procéder au découpage de *Scirpus s. lat.* En outre, ils proposent d'inclure dans la tribu des Cypérées tous les *Scirpus* à embryon cypéroïde, et de rétablir en conséquence les genres *Oxycaryum*, *Desmoschœnus*, *Holoschœnus*, *Eleogiton* et *Isolepis*, celui-ci rassemblant les sect. *Isolepis* et *Micranthi*, malgré la remarque de VAN DER VEKEN sur cette dernière section. Nous parlerons plus loin (voir paragr. D) des trois premiers genres, dont la distinction nous semble en effet utile, et dont le classement par HAINES & LYE à la base du phylum des Cypérées est admissible.

Mais le traitement donné par ces auteurs d'*Eleogiton* et *Isolepis* appelle nos critiques. Se fondant en effet sur nos propres conclusions concernant la sect. *Squarrosi*, ils les adoptent en les étendant à l'ensemble des *Isolepis* et à *Eleogiton ;* ils admettent ainsi que dans la totalité des espèces constituant ces genres la fleur n'est que l'ultime stade de la réduction d'un épillet de type *Cyperus*. Ils placent donc *Isolepis* et *Eleogiton* tout au sommet de la lignée des Cypérées. C'est là négliger les faits anatomiques pourtant rappelés par VAN DER VEKEN.

Aujourd'hui ces faits anatomiques repassent au premier plan des critères taxonomiques, à la lumière de l'évolution très importantes dont ils sont l'un des précieux indicateurs, au même titre que le rapport isotopique C_{13}/C_{12} (**15, 22**). La genèse du syndrome photosynthétique de HATCH & SLACK correspond à une évolution profonde, agissant sur de multiples aspects. Sa réalisation à plusieurs reprises et toujours selon des modalités identiques dans des groupes taxonomiquement distincts, voire éloignés, est déjà surprenante; aucun exemple d'évolution inverse ne laissant aucune trace n'est aujourd'hui connu. Or, si le genre *Cyperus* est partagé en deux par l'apparition du syndrome (qui selon nous s'est produite une seule fois chez une espèce — actuelle ou éteinte? — appartenant au genre), tous les taxons déjà reconnus comme dérivant de *Cyperus* puis *Mariscus*, jusques et y compris *Lipocarpha* et *Ascolepis*, ont une photosynthèse en C_4. Il en est de même pour les *Scirpus* sect. *Squarrosi*, qui correspondent bien à la phase ultime de l'évolution morphologique de l'épillet. Par contre les *Eleogiton* et *Isolepis*, à anatomie eucypéroïde et photosynthèse en C_3 (ou CALVIN), *ne peuvent pas* dériver des Cypérées évoluées, et doivent se classer à la base du phylum, au voisinage d'*Holoschœnus ;* leurs fleurs sont homologues de fleurs de *Scirpus*, et non des épillets réduits.

En dehors des cas fort rares, inconnus dans les flores tropicales, et de portée de toute façon limitée, où l'on a pu expérimentalement reconstituer des tronçons de la filiation réelle des taxons, il est bien évident que toute spéculation taxonomique revient à l'estimation de probabilités d'occurrence de tel ou tel fait d'évolution. Pour rendre compte à la fois de la classification donnée par HAINES & LYE et des faits anatomiques qu'ils négligent on pourrait certes dessiner un arbre phylogénique dans lequel les *Isolepis* dériveraient de la fraction « CALVIN » des *Cyperus* par réduction de l'épillet; sur ce phylum serait apparu, une troisième fois et tardivement, le syndrome de HATCH & SLACK, produisant seulement les trois espèces de la sect.

Squarrosi. Cette hypothèse, concevable, est hautement invraisemblable, parce que :

1. Aucun vestige de cette lignée, autre que le genre petit et spécialisé *Courtoisia*, ne subsisterait, ceci en regard d'une lignée « HATCH & SLACK » très riche et ramifiée, comptant la majeure partie des Cypérées actuelles.

2. Une telle hypothèse reléguerait au rang des convergences accidentelles les ressemblances étroites entre les *Scirpus* sect. *Squarrosi* et certains *Ascolepis*.

Les *Scirpus squarrosus*, *rehmannii* et *kernii* ne peuvent donc rester dans *Isolepis*, où les placent HAINES & LYE. Ils constituent à notre avis un genre nouveau. Nous le dédions au précurseur que fut en l'occurrence RIKLI, qui le premier accorda une importance taxonomique — certes exagérée — aux deux types de structure anatomique mis d'abord en évidence par DUVAL-JOUVE (3).

RIKLIELLA J. Rayn., *gen. nov.*

— *Scirpus* subgen. *Chloroscirpus* CHERM., Arch. Bot. Caen **7**, Mém. 2 : 2 (1936), *nom. nud.*; Fl. Madag. **29** : 141 (1937), *quoad descr. et specim. cit., excl. syn. S. hystrix* THUNB.

— *Scirpus* sect. *Squarrosi* CHERM., Arch. Bot. Caen 7, Mém. **2** : 2 (1936), *nom. nud.*: Fl. Madag. **29** : 141 (1937), *quoad descr. tant.*

Herbæ pumilæ annuæ, basi foliatæ. Inflorescentia capitata, e spicis distinctis ovoideis densis constructa. Squamæ oblongæ concavæ carina 1-nervia viridi in mucronem squarrosum excurrenti, lateribus hyalinis achænium amplectentibus. Achænium obovatum plus minusve compressum, cellulis epidermalibus isodiametricis. Styli 2-3.

Genus aliquot Ascolepidis speciebus affine, squama spiculæ una distinctum. A genere Isolepidi anatomia fasciculis vascularibus vaginis chlorophyllosis circumdatis, chlorocyperea dicta, atque photosynthesis modo longe recedens, etsi structuram inflorescentiæ simulans.

SPECIES TYPICA : *Rikliella rehmannii* (Rikl.) J. Rayn. (= *Scirpus rehmannii* Ridl.)

CLÉ DES ESPÈCES

Bractée involucrale inférieure dressée, inflorescence pseudolatérale. Stigmates 3 très courts (0,1 mm); akène trigone. Glumes longues de 1,0-1,8 mm *R. squarrosa*

Bractées involucrales étalées sous l'inflorescence visiblement terminale. Stigmates longs de 0,2-0,3 mm. Glumes longues de 1,7-3,0 mm.

Stigmates 3. Akene trigone orné de grosses cellules arrondies proéminentes en 15 rangs environ .... *R. rehmannii*

Stigmates 2. Akène comprimé, obovale, finement ponctué de 25-30 rangs de petites cellules .... *R. kernii*

Rikliella squarrosa (L.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus squarrosus* L., Mant. Pl. **2** : 181 (1771); J. RAYN., Adansonia, ser. 2, **8** (1) : 95, tab. 1, fig. 9-12. (1968).

— *Isolepis squarrosa* (L.) H.B.K., Nov. Gen. Sp. Pl. **1** : 202 (1815), *quoad comb. tant.*

— *Ascolepis tenuior* STEUD., Syn. Cyp. : 105 (1855).

TYPE : *Koenig in Linné 71.49*, Inde (holo-, LINN; photo-, P!).

Espèce exclusivement asiatique, de Ceylan et du Punjab à la Chine et Java.

Rikliella rehmannii (Ridl.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus rehmannii* RIDL., Trans. Linn. Soc., ser. 2, **2** : 159 (1884); J. RAYN., *loc. cit.* : 97, tab. **1**, fig. 6-8 (1968).
— *S. hystrix* auct. *non* THUNB.

LECTOTYPE : *Welwitsch 1678*, Angola (BM!).

Espèce d'Afrique tropicale méridionale, de l'Angola au Kenya, au Natal et à Madagascar. A souvent été confondue avec *Isolepis hystrix* (Thunb.) Nees cantonné autour du Cap, jusqu'à l'embouchure de l'Orange au Nord.

Rikliella kernii (Raym.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus kernii* RAYM., Nat. Canad. **86** : 230 (1959); J. RAYN., *loc. cit.* : 95, tab. 1, fig. 1-5 (1968).
— *S. squarrosus* auct. afr. *non* L.

TYPE : *Berhaut 4692*, Sénégal (iso-, P!).

Espèce surtout présente au nord de l'équateur, du Sénégal à l'Éthiopie (et l'ouest de l'Inde, fide S. HOOPER, *in litt.*), avec un îlot méridional autour du L. Tanganyika.

Le problème subsiste de la nature exacte de la pièce unique axillant la fleur de *Rikliella*. En d'autres termes, quelles sont les pièces disparues? Ici nous sommes réduits à une hypothèse relativement fragile, que seule vient étayer la ressemblance entre *Rikliella* et *Ascolepis dipsacoides*: il semble bien que la pièce restante soit la première glume de l'épillet, correspondant, en toute logique, à la première fleur, seule présente. Bractée et préfeuille seraient donc disparues, alors qu'elles sont encore présentes chez *Ascolepis dipsacoides* (la préfeuille déjà fortement réduite), et que la bractée subsiste chez *A. pusilla* Ridl. Il semble bien que l'évolution ait laissé ici des témoins de toutes ses étapes — sans doute parce que relativement récente — et que *Rikliella* représente le dernier stade d'une lignée passant par *Ascolepis*.

Mais on pourrait nous représenter que si la pièce restante *n'est pas* la première glume, mais la bractée, alors *Rikliella* dériverait de la lignée *Lipocarpha-Hemicarpha* (pour autant que ces deux genres soient distincts) par perte de préfeuille et glume, évolution entamée chez *Lipocarpha* où ces pièces sont hyalines, très minces, se continuant chez certains *Hemicarpha* jusqu'à *H. micrantha*, chez qui la pièce unique est bien considérée comme la bractée de l'épillet originel.

Bien que nous penchions personnellement pour la première hypothèse, cette incertitude est pour nous une raison de plus de considérer *Rikliella* comme un taxon à part, distinct à la fois d'*Ascolepis* et de *Lipocarpha*.

Les riches collections effectuées depuis environ 20 ans en Afrique Orientale, en particulier par E. A. ROBINSON, ont fourni un certain nombre de plantes rares, dont plusieurs nouvelles, appartenant à ces lignées de Cypérées évoluées à épillet uniflore réduit. Avant de passer à plusieurs descriptions d'espèces, nous étudierons le cas d'une plante déjà mais rarement récoltée, décrite et connue sous le nom de *Ficinia lipocarphioides* Kük. Le genre *Ficinia*, classiquement considéré comme une Scirpée ne différant de *Scirpus s. lat.* que par un disque hypogyne, ne sort guère de l'Afrique du Sud. L'anatomie de *Ficinia* est eucypérée, signe d'une photosynthèse en C_3 confirmée par un $\delta^{13}C$ de — 26,8 mesuré chez *F. indica* (Lam.) Pfeiff. (RAYNAL & LERMAN, ined.). VAN DER VEKEN trouve chez *Ficinia* des embryons de type *Cyperus*, et l'on peut s'étonner que HAINES & LYE qui devraient logiquement incorporer ce genre aux Cypérées, n'en fassent aucune mention dans leur schéma évolutif (**4**, p. 480, *fig. 5*).

Ficinia lipocarphioides est aujourd'hui représenté par des récoltes récentes (*Richards 15131*, *Robinson 5108*) dont l'étude nous amène à reconsidérer complètement son appartenance générique.

Tout d'abord la « fleur » de *Ficinia lipocarphioides* comporte non pas une bractée axillante unique (cas général chez *Ficinia*), mais trois pièces, les deux inférieures de petite taille, faiblement nervées, la troisième embrassant la fleur et l'akène, plus longue, à carène prolongée en fort mucron. KÜKENTHAL (**13**) assimilant les deux pièces supérieures à celles observées chez *Lipocarpha*, a considéré cette espèce comme « intermédiaire » entre *Lipocarpha* et *Ficinia;* c'est la raison de l'épithète spécifique; néanmoins, attribuant la primauté à la présence chez sa nouvelle espèce d'un disque hypogyne effectivement similaire à celui rencontré chez *Ficinia*, il la classe dans ce genre, malgré un manque total de ressemblance à bien d'autres points de vue : les vrais *Ficinia* sont des plantes vivaces, remarquables par leurs feuilles à gaines parcheminées; leurs épillets ne sont jamais uniflores (ce que, d'ailleurs, note KÜKENTHAL), les glumes ont une texture et une nervation différentes et sont insérées en hélices il est vrai parfois redressées.

Attribuer à un caractère positif unique la préséance sur un ensemble de caractères négatifs n'était sans doute pas une heureuse solution, d'autant que, finalement, le disque hypogyne est connu dans des genres divers (p. ex. *Scleria*) et ne caractérise absolument pas *Ficinia*.

Aujourd'hui le maintien de l'espèce dans *Ficinia* nous paraît impossible :

1. Un taxon « intermédiaire entre *Lipocarpha* et *Ficinia* » est bien difficilement concevable, étant donnée la position de *Lipocarpha*, au sommet de l'évolution des Cypérées, alors que *Ficinia*, même si on l'inclut dans les Cypérées, demeure vers la base du phylum, au voisinage d'*Isolepis*.

2. *F. lipocarphioides* est du type photosynthétique « HATCH & SLACK » (δ^{13} C de — 16,3, LERMAN & RAYNAL, *ined.*); son anatomie est chlorocypérée (fig. 5). Ceci, ajouté à tous les autres caractères aberrants pour le genre, exclut son maintien dans *Ficinia*.

3. L'espèce serait moins mal placée dans *Lipocarpha*, en raison de ce qui précède et aussi du fait que l'abscission de la diaspore se fait entre bractée et préfeuille, comme chez *Lipocarpha.*

4. Mais deux caractères viennent contrarier cette possibilité; tout d'abord le disque hypogyne, totalement inconnu chez *Lipocarpha;* ensuite l'importance relative de la préfeuille et de la glume : toutes deux hyalines, la seconde réduite et incluse dans la première chez *Lipocarpha;* ici au contraire c'est, et de loin, la glume qui prédomine, tout comme chez *Mariscus* ou *Ascolepis* (et vraisemblablement *Rikliella*).

Ces différentes raisons nous semblent suffisantes pour décider de la création, pour cette plante inclassable, d'un genre nouveau monotypique :

ALINIELLA J. Rayn., *gen. nov.*

Herba annua, gracilis, basi foliata. Inflorescentia congesta (vel 1-radiata), spicis discretis ovatis squarrosis. Spicula 1-flora, bracteis distichis 3, duabus inferioribus parvis hyalinis subenervis, superiore longiore florem amplectanti carina in mucronem rectum desinenti. Stamina 2. Stylus trifidus. Hypogynium hyalinum subcrassum cupuliforme, ore truncatum vix lobatum.

Species adhuc unica : *Aliniella lipocarphioides* (Kük.) J. Rayn., *comb. nov.* (= *Ficinia lipocarphioides* Kük., Rep. Sp. Nov. Beih. 40 (1) : *tab. 87* (1937), et Anh. : 125 (1936). Vid. tab. 5.

Genus Aliniæ Raynal. *dedicatum, cui gratiam tantam debeo ob permulta consilia optima amicissime data, laborem indefesse communiter perfectum, necnon mirabiles plantarum icones tantis cura et arte et patientia delineatas.*

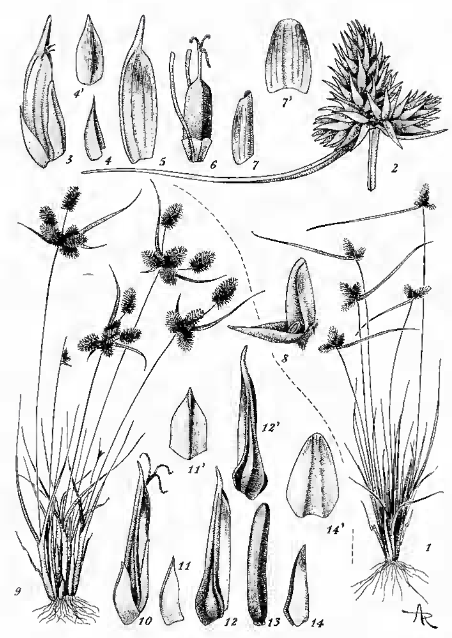
Type de l'espèce : *Peter 43922 b.*

Cette petite annuelle encore peu récoltée fréquente les marécages temporaires rocheux de Tanzanie et Zambie.

C. — TROIS NOUVELLES CYPÉRÉES ANNUELLES D'AFRIQUE ORIENTALE

Nous avons extrait d'un riche matériel provenant de l'herbier de E. A. Robinson et obligeamment prêté par le New York Botanical Garden [1], trois espèces nouvelles, toutes annuelles, croissant dans des conditions similaires de petits marécages temporaires, et appartenant elles aussi au groupe des Cypérées évoluées à épillets uniflores. Toutes trois ont une photosynthèse « Hatch & Slack » (Raynal & Lerman, *ined.*) et viennent donc augmenter le cortège de ces petites espèces fugaces, peu visibles, rarement récoltées, dont l'intérêt est si grand pour la compréhension de l'évolution de la tribu des Cypérées.

1. Nous remercions tout spécialement le Dr T. Koyama, Curator, pour son accueil et sa coopération



Pl. 5. — **Aliniella lipocarphioides** (Kük.) J. Rayn. (d'après *M. Richards 15131*) : **1**, vue générale × 1; **2**, inflorescence × 5; **3**, épillet × 20; **4**, bractée × 20 et **4'**, id. vue dorsale; **5**, glume × 20; **6**, akène × 20; **7**, préfeuille × 20 et **7'**, id. vue dorsale; **8**, bractée et préfeuille encore en place après la chute de l'akène entouré de sa glume × 20. — **Mariscus malawicus** J. Rayn. (d'après *Robinson 4 440*, type) : **9**, vue générale × 1; **10**, épillet × 20; **11**, bractée × 20 et **11'**, id. vue dorsale; **12**, glume × 20 et **12'**, id. vue dorsale; **13**, akène × 20; **14**, préfeuille × 20 et **14'**, id. vue dorsale (Dessin de A. Raynal).

Mariscus malawicus J. Rayn., *sp. nov.*

Herba annua circa 15 cm alta. Folia basilaria plana vaginis purpurascentibus, lamina plana usque ad 50 mm longa, 1,5 mm lata. Bracteæ involucrales 2-3 foliaceae basi non ampliatæ. Inflorescentia umbellata pauciradiata; radii 1-2 longiores (0,8-1,5 cm), ceteri nulli. Spicæ 3-6 ovoideo-cylindricæ usque ad 7 × 4 mm. Spiculae dense confertæ oblique vel rectangule patentes uniflorae. Bractea prophyllaque membranaceæ ovato-lanceolatae minimæ usque ad 1,0 mm longæ; squama fertilis anguste lanceolata, 1,7-2,1 × 0,5 mm, nervis 3 viridibus prominentibus, lateribus hyalinis carina apicem versus in mucronem brevem excurvatum desinenti. Stamen 1, anthera 0,3 mm longa connectivo haud producto. Stylus profunde trifidus. Achænium anguste lineare triquetrum nitidum læte brunneum ad 1,4-1,6 × 0,25 mm.

Ex affinitate M. paradoxi *(Cherm.) Cherm. sed spicis spiculisque duplo majoribus et defectu squamæ superioris sterilis bene distinctus.* Vid. tab. 5.

Typus : *Robinson 4440*, in sabulosis temporaliter humidis, ca. 5 km versus austro-orientem ab urbe Fort Hill dicta Malawii, 11-3-1961 (holo-, NY!, iso-, P!).

Ascolepis ampullacea J. Rayn., *sp. nov.*

Herba annua 5-10 cm alta. Folia basilaria setacea vaginis purpurascentibus lamina ad 3 cm longa. Caulis filiformis lævis. Bracteæ involucrales 2-3 basi cordato-ampliatæ, sub inflorescentia patentes, inferior ad 2-3 cm longa. Inflorescentia congesta circa 6 mm in diametro. Spicæ 2-3 subsphaericæ niveæ densæ usque ad 4 × 3,5 mm. Spiculæ uniflorae. Bractea anguste linearis albido-hyalina ad 1,3 mm × 0,15 mm, carinata tenuiter trinervis. Squama fertilis ad 1,7-1,8 mm longa, florem fovens, albida, basi angusta 5-7-nervis, sursum in ampullam fusiformem crassam bullatam niveam inflata. Squamella sterilis linearis hyalina ca. 1,3 mm longa. Stamen 1, anthera 0,4 mm longa connectivo haud producto. Stylus profunde trifidus. Achænium oblongum trigonum atroviolaceum apice mucronatum ca. 1,0 mm longum.

Ex affinitate A. peteri *Kük. spiculæ structura, sed characteribus multis et præcipue figura squamæ fertilis bene distincta.* Vid. tab. 6.

Typus : *Phipps et Vesey-FitzGerald 3233*, in planitie lateritica versus occidentalem ripam paludis Mweru-wa-ntipa dictae, ca. 5 milia versus septentrionem a pago Mnzombwe dicto Zambiae, 16.4.1961 (holo-, NY!; iso-, P!).

Par la structure de son èpillet, cette espèce s'apparente indiscutablement à *Ascolepis peteri* Kük., ainsi qu'à *A. pusilla* Ridl. Chez cette dernière espèce en effet, une dissection très minutieuse permet souvent de dèceler, à l'intèrieur de la glume fertile, qui est entièrement soudèe en tube autour de la fleur, une glume stèrile rèduite à une très petite ècaille hyaline. Ces trois espèces, ainsi que *A. dipsacoides* (Schum.) J. Rayn., diffèrent donc par leur plan inflorescentiel des *Ascolepis* typiques (*A. capensis*) qui n'ont aucune seconde glume stèrile. Il ne nous paraît cependant pas opportun de sèparer pour l'instant ces espèces dans un genre distinct : la spècialisation de l'èpillet qui, devenu uniflore, *a*) perd sa prèfeuille; *b*) voit la glume fertile devenir prèdominante, embrasser la fleur, puis l'engainer, enfin l'inclure totalement, nous paraît la même dans tous les cas bien que rèalisèe à des degrès divers.

Lipocarpha echinus J. Rayn., *sp. nov.*

Herba annua 10-20 cm alta. Folia basilaria vaginis purpurascentibus, lamina setacea usque ad 30 × 0,5 mm. Caulis gracilis subcylindrica lævis. Bracteæ involucrales 1-2, inferior ad 2-5 cm longa, patentes. Inflorescentia congesta e spicis 3-5 discretis constructa. Spicæ ovoideo-conicæ usque ad 5-7 × 3 mm atroviolaceæ, mucronibus viridibus bractearum echinatæ. Bractea spiculæ conchiformis, basi anguste oblonga, sursum ampliata obovata,



Pl. 6. — **Lipocarpha echinus** J. Rayn. (*Robinson 1550*, type) : **1**, vue générale × 1; **2**, inflorescence × 4; **3**, épillet × 15; **4**, bractée × 15; **5**, glume (embrassée par la préfeuille lorsqu'elle est en place) × 15; **6**, akène × 15; **7**, préfeuille × 15. — **Ascolepis ampullacea** J. Rayn. (*Phipps et Vesey-Fitz Gerald 3233*, type) : **8**, vue générale × 1; **9**, infloresence × 4; **10**, épillet × 15; **11**, bractée × 15; **12**, glume × 15; **13**, akène × 15; **14**, préfeuille × 15.

apice abrupte acuminato-mucronata, 1,2 mm longa, nervo medio viridi. Prophylla obovata, 0,7 × 0,5 mm, apice truncata, membranacea atroviolacea, dorso plana, lateribus plicatis florem amplectentibus. Squama fertilis ovata plana 0,6 × 0,4 mm purpurea membranacea. Stamina 3 connectivo in acumen anguste triangulari longe producto. Stylus profunde trifidus 0,5 mm longus. Achænium late obovoideum trigonum brunneum nitidum, 0,8 × 0,6 mm, cellulis isodiametricis minute punctulatum, apice brevissime apiculatum.

Species distincta, staminibus 3 habituque annuo L. prieurianae Steud. vel L. sphacelata (Vahl) Kunth similis sed characteribus ceteris valde propria.

TYPUS : *Robinson 1550* in uliginosis umbrosis temporaliter dessicatis, elevatione 5000 pedum, propre pagum Shiwa Ngandu dictum Zambiæ, 2.6.1956 (holo-, NY! iso-, P!, K).

Cette espèce entre très naturellement dans *Lipocarpha* en raison de sa diaspore étroitement enveloppée dans la préfeuille et la glume réduites et membraneuses. Il faut toutefois remarquer que dans le matériel examiné la préfeuille demeure fréquemment attachée à l'axe de l'épi; le niveau d'abscission ne serait donc pas parfaitement défini.

Aucune des trois espèces décrites ci-dessus n'est donc exactement conforme à la description classique du genre dans lequel nous la classons : *Mariscus malawicus*, tout comme *M. paradoxus*, sont dans le genre des espèces très marginales, montrant le degré le plus élevé de réduction de l'épillet. *Ascolepis ampullacea*, comme ses congénères *A. peteri*, *A. pusilla*, et *A. dipsacoides* offre au contraire un épillet qui, s'il a bien perdu sa préfeuille, n'a pas atteint le degré de réduction typique du genre. *Lipocarpha echinus* montre un niveau inconstant de l'abscission de la diaspore (divergence d'ailleurs plus faible que les deux précédentes).

Ceci illustre à notre avis combien l'Afrique Orientale constitue pour cette fraction évoluée des Cypérées un creuset où une évolution vraisemblablement peu ancienne a multiplié les formes, et en quelque sorte « essayé » toutes les possibilités de différenciation; nous avons la chance que beaucoup de témoins de cette évolution subsistent actuellement, ce qui, naturellement, complique la tâche du taxonomiste car les coupures y sont malaisées, mais constitue un magnifique exemple d'une « explosion » évolutive multidirectionnelle, avec un petit nombre de représentants dans chaque phylum, faisant suite à une histoire sans doute beaucoup plus longue et moins mouvementée, dont les centaines d'espèces si peu dissemblables du genre *Cyperus* sont les représentants.

D. — TENTATIVE DE CLASSIFICATION NATURELLE DES *CYPEROIDEÆ*

ÉVOLUTION SUPPOSÉE DE LA FAMILLE

A mesure que s'accroît et s'étoffe l'apport à la systématique classique de disciplines nouvelles, le besoin se fait sentir de réviser, parfois profondément, des concepts certes longtemps utiles, mais dont les fondements se limitaient en pratique — nécessité ou habitude — à des modèles de pure macromorphologie. La taxonomie résultante gardait une grande part d'artificiel, que ce soit par attribution d'une valeur systématique exagérée

à des aspects morphologiques susceptibles de convergence aisée (inflorescences condensées en têtes, ou restreintes à un épillet unique, tiges aphylles, etc.) ou par incompréhension de la filiation réelle des formes, faute de jalons objectifs indépendants de cette même morphologie.

Ainsi la classification des Cypéracées repose-t-elle encore pour une large part sur des types floraux ou inflorescentiels dont la succession véritable est demeurée, demeure encore souvent un objet d'hypothèse et de controverse. Le sens même de l'évolution du plan floral était inconnu : pour les « classiques » la fleur dérive, par réduction progressive, du plan floral des Liliales ou des Joncales; dans ce cas des genres comme *Oreobolus*, *Fuirena* seraient les témoins les plus proches du plan floral ancestral. Pour une autre école (MATTFELD, HOLTTUM, KERN), la fleur originale aurait été très simple, unisexuée; c'est la condensation et la simplification d'inflorescences complexes qui aurait produit les divers plans floraux diclines; alors les Mapanioïdées, sans doute aussi les Caricoïdées, seraient les descendants — lointains car fort évolués — représentant le mieux, à ce titre, l'hypothétique ancêtre. Le plus curieux, c'est que les apports nouveaux des branches « modernes » de la botanique semblent favoriser tantôt l'une, tantôt l'autre de ces hypothèses, de sorte que la phylogénie générale de la famille reste encore une affaire d'opinion.

DONNÉES NOUVELLES

Si une solution générale et définitive de ce problème nous échappe encore, il est incontestable que, dans le détail, des observations nouvelles ont récemment, et de plusieurs directions indépendantes, apporté des faits susceptibles de rajeunir et relancer une systématique quelque peu essoufflée. Ainsi les travaux de VAN DER VEKEN (**24**) ont-ils montré l'existence de types d'embryon bien définis, dont on peut, au moins partiellement, imaginer la succession phylogénique. Nos travaux récents sur la répartition des types de photosynthèse rajeunissent des critères anatomiques depuis longtemps proposés (RIKLI, 23) mais plus ou moins oubliés. Après le long règne d'une classification purement morphoscopique à peu près stable dont on s'accommodait, les nouvelles données permettent et réclament la reprise d'une recherche tendant à cette « holotaxonomie » plus nautrelle dont parle déjà VAN DER VEKEN, et que d'autres faits toujours plus divers et nombreux devront tenir évayer ou réviser.

Ces nouveaux apports ont déjà provoqué un regain d'intérêt, et des remaniements de la classification ont été récemment proposés. Si VAN DER VEKEN, trop prudent, n'a pas exploité jusqu'à leur terme les conclusions déduites de ses observations, et a seulement suggéré un découpage du genre *Scirpus s. lat.*, d'autres, depuis, s'en sont chargés. Nous sommes ainsi d'accord avec HAINES & LYE (**4, 17**) pour restreindre *Scirpus* à sa section-type, et admettre des genres tels qu'*Isolepis*, *Schœnoplectus*, *Blysmus*, *Bæothryon*, etc. La démarche inverse, consistant à rendre les genres de plus en plus vastes et flous, en y agglutinant tous les taxons supposés

en dériver, procédé qui, après KÜKENTHAL, fut longtemps celui de KOYAMA **(11)** nous parait ainsi battu en brèche par la simple observation des faits, et n'offrir qu'un regrettable risque de confusion.

MODÈLE DE HAINES & LYE

Mais HAINES & LYE, débordant du cadre de *Scirpus*, et pensant tenir dans l'embryographie des critères infaillibles, ont produit un aperçu sur la phylogénie des Cypéroïdées **(4)**. Il se fonde d'une part sur une priorité du type embryographique, d'autre part sur des spéculations sur l'évolution des inflorescences qui généralisent trop hâtivement une idée émise par nous en 1968, en étendant à l'ensemble des *Isolepis* ce que nous proposions — et que nous précisons aujourd'hui — pour les seuls *Scirpus* sect. *Squarrosi*, c'est-à-dire *Rikliella*.

L'un des arguments favoris des contempteurs de la taxonomie est qu'on peut lui faire dire n'importe quoi, faire dériver les taxons les uns des autres au gré de sa fantaisie, pourvu qu'on ait l'imagination fertile. Certes, une science s'efforçant de reconstituer une évolution vieille de millions d'années à l'aide des seuls témoins actuels et de quelques bribes d'information fossile, ne saurait prétendre au titre de science exacte. Les efforts des biosystématiciens et taxonomistes expérimentaux, s'ils permettent de préciser de façon objective de nombreux mais courts chaînons évolutifs récents, et aussi de mieux comprendre le mécanisme génétique des transformations, n'aboutiront toutefois jamais à reconstruire un arbre phylétique dans sa totalité.

Classifier est pourtant utile, et la recherche d'un classement aussi « naturel » que possible un objectif rationnel et louable. Dans son travail de détective, le taxonomiste doit savoir ne compter que sur les faits évolutifs *les plus probables*. En présence du nombre immense des filiations imaginables, son rôle consiste donc à sélectionner les plus vraisemblables, et écarter aussi longtemps que les présomptions de réalisation demeurent faibles, les hypothèses improbables, aussi séduisantes soient-elles.

Certains aspects du modèle proposé par HAINES & LYE impliquent des hypothèses évolutives à notre avis très peu probables, en tout cas beaucoup moins que d'autres qui, conduisant évidemment à une phylogénie différente, rendent compte des faits de façon beaucoup plus simple et vraisemblable. Il est vrai que nous bénéficions aujourd'hui de données sur l'évolution du mode de photosynthèse dont HAINES & LYE ne disposaient pas; tout au moins n'avaient-ils à leur disposition que les connaissances acquises sur l'anatomie, connaissances qu'ils sont excusables d'avoir négligé, car c'était l'attitude quasi-unanime.

PLACE D'*ISOLEPIS*

Ainsi, HAINES & LYE, généralisant un raisonnement que nous limitions aux seuls *Rikliella*, font dériver tous les *Isolepis* de *Cyperus ;* en d'autres termes la fleur d'*Isolepis* serait un épillet de *Cyperus* extrêmement réduit.

Si rien, morphologiquement, ne permet de contredire cette hypothèse, si elle est soutenable du point de vue embryographique (*Isolepis* a un embryon de type *Cyperus*), il est par contre très difficile d'admettre que les *Isolepis* à photosynthèse du type le plus courant, en C_3, dérivent d'un groupe entièrement à photosynthèse évoluée en C_4 (*Mariscus*, *Lipocarpha*, *Ascolepis*, etc.); ce serait supposer une évolution régressive totale du processus photosynthétique, régression dont aucun exemple n'est aujourd'hui connu. Le caractère hautement complexe des modifications entraînées par l'apparition du syndrome de HATCH & SLACK rend improbable une disparition totale, sans trace aucune, de ces modifications. Même des régressions partielles (cas connu des *Panicum* subgen. *Dichanthelium*) ne sont pas absolument prouvées, le sens exact de la filiation demeurant contestable. En tout cas, nous pensons qu'en matière de phylogénie tout modèle rendant compte des faits de façon plus probable doit être préféré, *a fortiori* s'il en rend compte de façon plus simple.

Un moyen de contourner l'objection ci-dessus est de faire dériver les *Isolepis* directement de la fraction « C_3 » du genre *Cyperus*, solution toutefois purement gratuite et également improbable, car à l'opposé de la magnifique série de formes qu'on peut reconnaître dans la lignée C_4 de *Mariscus* à *Rikliella*, aucun témoin n'existe d'une lignée-fantôme parallèle qui conduirait des *Cyperus* en C_3 à *Isolepis*.

Prêts à abandonner leur beau modèle évolutif réduisant l'épillet de *Cyperus* à une fleur d'*Isolepis*, HAINES et LYE admettent avec quelque prudence qu' « it is even possible that an *Isolepis*-type plant could have developed directly from *Cyperus* by merely changing from a distichous to a spiral arrangement of its glumes ». Cette hypothèse est déjà plus simple. Mais n'est-il pas encore plus simple d'imaginer l'inverse, soit le passage *Isolepis*-*Cyperus* par établissement de l'orthodistichie dans l'épillet? Cela ne s'oppose en rien aux autres faits connus : *Isolepis* se trouve suffisamment distinct de *Scirpus* par son type d'embryon, sans qu'il soit nécessaire de l'exiler le plus loin possible à l'extrémité de son phylum par une construction certes hardie, mais compliquée, gratuite, et aujourd'hui infirmée.

Pour reprendre une idée émise plus haut, il nous semble que dans l'évaluation de l'importance, dans un phylum donné, d'un caractère, doivent entrer non seulement son degré de corrélation avec d'autres critères — aisément calculable — mais encore son degré de probabilité d'occurrence au cours de l'évolution — bien moins facile à cerner — ainsi que sa capacité de régression. Ces deux dernières notions, d'estimation également hasardeuse, seuls l'expérience et le jugement d'un taxonomiste entraîné peuvent prétendre les apprécier. Nous en donnerons d'autres exemples :

LE PHYLUM *PYCREUS*

KÜKENTHAL (**12**) a totalement méconnu l'importante différence qui sépare les *Cyperus* à akène comprimé dorso-ventralement, à 2 stigmates, résultant d'un avortement de la branche stigmatique médiane (avortement

qu'on peut rencontrer au sein d'un même espèce, voire d'un même individu, cf. *C. pustulatus* Vahl), et les *Pycreus*, *Queenslandiella* et *Kyllinga*, à deux stigmates situés dans le plan sagittal de la fleur, et dont l'akène est comprimé latéralement; ces aspects extérieurs correspondent à une modification importante de l'architecture des faisceaux vasculaires ovariens (cf. KOYAMA, **11**). Si les *Cyperus* à 2 stigmates méritent à peine de constituer une section, par contre les trois autres genres sont très bien définis; la méconnaissance de la différence profonde de nature et d'importance entre ces deux types de « bistigmatisme » a conduit KÜKENTHAL à sa conception élargie et confuse du genre *Cyperus*, et même au classement de *Queenslandiella* parmi les *Mariscus*.

Dans leur schéma, HAINES & LYE font dériver d'une part *Pycreus* de *Cyperus* (leurs épillets ne tombent pas), d'autre part *Kyllinga* de *Mariscus* (leur épillets tombent entiers). C'est donner à l'abscission de la rachille spiculaire une importance plus grande qu'à l'akène sagittal du type *Pycreus*. En d'autres termes, ce dernier se serait réalisé deux fois, de façon identique et indépendante. Ce modèle nous semble moins probable que le nôtre, qui suppose une apparition unique de l'akène sagittal sur un phylum *Pycreus-Queenslandiella-Kyllinga* subsisant une évolution parallèle à celle de la lignée *Cyperus-Mariscus-Lipocarpha*» apparition de l'abscission de la rachille, réduction de l'épillet à une fleur fertile.

LES SOUS-GENRES DE *CYPERUS*

Autre exemple : dans *Cyperus sensu stricto*, KÜKENTHAL, en découpant deux sous-genres, accorde un rang assez important à une transformation morphologique mineure, de réalisation multiple non seulement dans toutes les Cypéracées mais bien dans la plupart des familles d'Angiospermes, à savoir la contraction des axes inflorescentiels aboutissant à des inflorescences partielles ou totales en têtes plus ou moins compactes.

D'autre part le genre *Cyperus* est, dans la famille, le seul à offrir les deux modes de photosynthèse et d'anatomie foliaire. RIKLI voyait là un critère définissant deux sous-familles, ce qui, logiquement, l'avait conduit à scinder *Cyperus* en deux genres. C'était aller loin; il nous paraît prématuré de juger de l'opportunité d'une telle décision, d'autant que les Cypéracées chlorocypérées ne constituent pas un groupe compact digne du rang subfamilial, mais bien deux groupes distincts résultant d'une double apparition du syndrome sur deux phylums déjà différenciés. En outre, cette apparition, pour importante qu'elle soit, a fort bien pu s'effectuer au sein du genre sans autre perturbation. C'est à tort que VAN DER VEKEN (**24**) indique que la répartition des deux types anatomiques coïncide avec les sous-genres de KÜKENTHAL : comme CHERMEZON l'avait bien vu, si le sous-genre *Choristachys*, à inflorescences non condensées, est bien chlorocypéré dans sa totalité, il en est aussi de même de plusieurs sections du sous-genre *Pycnostachys*, à inflorescences condensées (p. ex. sect. *Bobartia*, *Platystachyi*, etc.); nous l'avons vérifié en mesurant le $\delta^{13}C$ dans toutes les sections (LERMAN & RAYNAL, *ined.*). Les deux caractères ne sont donc pas corrélés, ce qui ne peut surprendre, si l'on considère que les inflorescences non

contractées — en principe les moins évoluées — correspondent au syndrome de HATCH & SLACK, qui témoigne à coup sûr d'une évolution positive.

Devant cet état de choses, il nous semble normal d'accorder à la réalisation la moins courante (le syndrome de HATCH & SLACK) le pas sur le phénomène banal, donc de restituer aux sous-genres *Eucyperus* et *Chlorocyperus* (les deux genres de RIKLI) leur statut sinon leur nom [1].

ORIGINES DE *MARISCUS*

Dernier exemple, illustrant les limites des possibilités actuelles de reconstruction phylogénique : dans le groupe considéré, il n'est guère possible aujourd'hui de dire quelle a été l'évolution la moins fréquente, de l'abscission de l'épillet ou de la contraction de l'inflorescence. Aussi peut-on faire dériver les *Mariscus* à inflorescence capitée soit des *Mariscus* à inflorescence diffuse, soit des *Cyperus* chlorocypérés à inflorescence condensée (fig. 7). Dans le premier cas le découpage générique actuel se justifie, le genre *Mariscus* étant monophylétique. Dans le second la définition des deux genres serait au contraire à refondre entièrement. Or cette dernière hypothèse ne manque pas d'arguments en sa faveur : ressemblance étroite entre, d'une part, *Mariscus longibracteatus* Cherm. et *Cyperus distans* L. f., d'autre part entre certains *Mariscus* sect. *Bulbocaules* et les *Cyperus* sect. *Platystachyi*. Peut-être même les deux voies ont-elles été empruntées? Il semble impossible de l'affirmer aujourd'hui.

PLACE D'*ELEOCHARIS* - ORIGINE DES *CYPEREÆ*

Pour en terminer avec le schéma proposé par HAINES & LYE, nous soulignerons encore deux invraisemblances assez graves :

— Créant, semble-t-il, une tribu des *Schœnoplecteæ* (*nom. nud.*?), ils y placent *Eleocharis*. Nous ne voyons aucune raison d'agir ainsi : si *Eleocharis* et *Schœnoplectus* ont des tiges normalement aphylles, c'est bien leur seul caractère commun, qu'ils partagent d'ailleurs avec bon nombre d'autres genres des tribus les plus variées. L'embryon des *Eleocharis* est de type *Fimbristylis*; la différenciation d'une stylobase, la présence de papilles stigmatiques annelées placent à notre avis le genre *Eleocharis* sur le phylum des Fimbristylidées, dont il représente un rameau végétativement spécialisé, mais peu évolué par ailleurs (encore des soies hypogynes, malgré une certaine tendance à leur disparition, photosynthèse en C_3).

— Sur le schéma proposé les *Cypereæ* paraissent dériver d'un ancêtre appartenant aux *Schœnoplecteæ*; on imagine mal comment l'embryon de type *Cyperus*, relativement peu évolué et reconnu comme dérivant probablement en droite ligne du type *Carex*, pourrait descendre du type *Schœnoplectus*, le plus différencié de tous de l'avis même de VAN DER VEKEN.

1. Qui ne satisfont pas aux exigences du Code de Nomenclature, si l'on considère que l'espece-lectotype du genre, *Cyperus esculentus* L., est un *Chlorocyperus*.

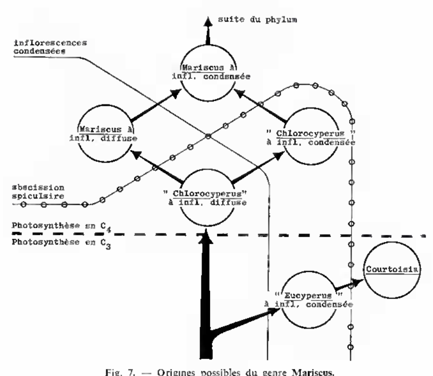


Fig. 7. — Origines possibles du genre Mariscus.

MODÈLE PROPOSÈ

Nous proposons donc (pl. 8) un schéma des séquences que nous considérons comme les plus vraisemblables entre les genres de Cypéroïdées. Nous avons représenté les limites des quelques critères les plus importants utilisables dans la définition des possibles groupes supragénériques : soit classiques (morphologie : absence constante des soies hypogynes, présence d'une stylobase différenciée, distichie de l'épillet, épillet uniflore) soit nouveaux ou rénovés (types embryographiques; types anatomiques et photosynthétiques).

Un coup d'œil à ce tableau montre qu'aucun critère isolé ne définit de groupes naturels satisfaisants. Par exemple la distichie de l'épillet connaît des exceptions (*Cyperus michelianus* subsp. *michelianus*) [1] et, de toute

1. Exception qui n'en est pas une à notre avis : la différence entre orthodistichie (la « distichie » classique) et spirodistichie (qui donne une apparence hélicoïde aux insertions florales) n'est qu'une affaire de légère torsion de l'axe, ou peut résulter d'une légère précession dans le fonctionnement du méristème apical. Ainsi la différence entre les deux sous-espèces de *Cyperus michelianus* (L.) Link n'est-elle pas plus importante que

façon, ne correspond pas à la limite du type embryographique *Cyperus*, pas plus qu'au type anatomique chlorocypéré ni à la morphologie florale. Il en est de même de n'importe lequel des autres critères, pris isolément.

Cela n'est pas pour nous surprendre. L'évolution s'est faite sans grands à-coups et nous ne voyons pas pourquoi plusieurs modifications génétiquement indépendantes seraient apparues ensemble. L'importance des dissemblances entre taxons actuels, importance que les méthodes de taxonomie numérique nous permettent aujourd'hui de chiffrer, est le fruit du hasard des extinctions ou des proliférations de phylums, et non l'indication d'un « saut » important de l'évolution. La corrélation, dans un ensemble de taxons, de deux ou plusieurs caractères, est, en faveur du rassemblement des dits taxons sur un même phylum, un argument positif, mais toutefois pas une preuve absolue. D'autre part, des taxons ne présentant pas cette corrélation peuvent néanmoins appartenir au phylum, si les caractères sont apparus successivement et non simultanément.

Le modèle proposé aujourd'hui n'est pas une profession de foi, nous accueillerons volontiers toutes corrections et améliorations apportées par des variantes plus satisfaisantes. Pour nous, ce schéma est simplement un moyen d'exposer de façon synthétique le point de nos connaissances sur les Cypérées. Nous avons tenté d'y appliquer de notre mieux les principes énoncés plus haut : représentation des différences entre taxons, recherche conjointe de la vraisemblance et de la simplicité, rejet de tout système favorisant *a priori* une catégorie particulière de critères.

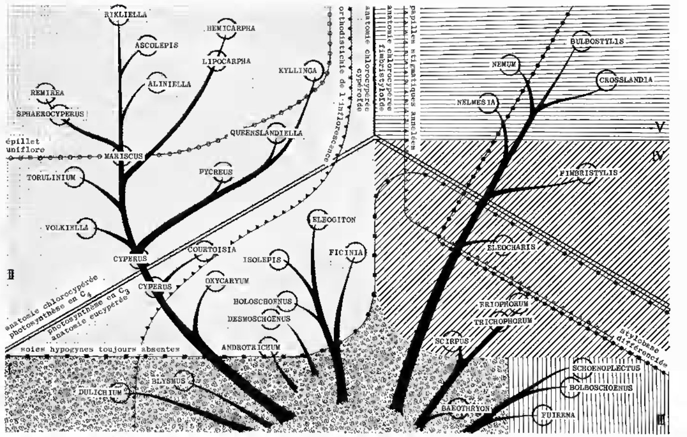
Ce modèle fait donc apparaître : d'une part deux lignées riches en représentants, diversifiées de longue date et manifestant à des titres variés un degré certain d'évolution; ce sont les tribus des *Fimbristylideæ* et des *Cypereæ;* d'autre part un ensemble demeurant assez peu spécialisé, bien qu'il renferme la lignée de *Schœnoplectus*, ensemble que nous laissons volontairement groupé dans une tribu des *Scirpeae*, en attendant que des recherches plus poussées viennent éventuellement autoriser un découpage plus précis.

Étant donné que nous rejetons comme artificielle toute délimitation de ces tribus par le jeu d'un critère unique, le problème des limites à leur accorder « vers le bas » des phylums se pose évidemment; s'il est à notre avis facile de circonscrire les Fimbristylidées, les limites des Cypérées sont moins évidentes; si l'appartenance à cette tribu des *Lipocarpha*, *Hemicarpha*, *Ascolepis*, *Aliniella*, *Rikliella* est dorénavant certaine, le sort de la

---

celle entre *Fuirena stricta* Steud., orthopentastique, et *F. chlorocarpa* Ridl. spiropentastique; or ces deux « espèces » sont aujourd'hui traitées comme variétés (S. Hooper, 8).

En somme la notion de « distichie » des ouvrages classiques, qui souvent conduisit les auteurs à des découpages génériques, serait sans doute passible de remaniements profonds, si l'on voulait procéder à des recherches sur le nombre et le comportement des hélices foliaires, sujet malheureusement trop souvent méconnu des taxonomistes, rendus méfiants par les errements de la vieille « phyllotaxie ». Pour le moment nous nous bornerons à considérer ce critère de distichie comme assez mal défini, et à ne lui accorder en conséquence, au moins provisoirement, qu'un rôle mineur.



Pl. 8. — Relations phylogéniques hypothétiques entre les genres de Cyperoideæ. Les surfaces ombrées correspondent aux types embryographiques de Van der Veken : **I**, embryon de type **Carex**; **II**, de type **Cyperus**; **III**, de type **Schœnoplectus**; **IV**, de type **Fimbristylis**; **V**, de type **Bulbostylis**.

branche *Isolepis-Ficinia* est plus sujet à discussion; nous sommes d'accord avec HAINES & LYE pour intégrer aux Cypèrées tous les genres de Cypéroïdées à embryon de type *Cyperus*, ceci au moins provisoirement, en attendant une révision sérieuse du critère de distichie.

Les Fimbristylidées réalisent des spécialisations qui leur sont propres : gaine périvasculaire à 3 assises, stylobase (qui peut régresser chez *Nemum*, *Nelmesia*), papilles stigmatiques annelées, embryon de type *Bulbostylis;* mais leur inflorescence ne subit guère d'évolution marquante, encore que le cas obscur de *Nelmesia* à « écaille hypogyne » médiane, mérite un examen plus approfondi.

Les Cypérées, par contre, conservent un embryon simple, bien que leur embryogénie soit, semble-t-il, très évoluée pour la famille (JUGUET, 9). C'est surtout par les modifications multiples du plan inflorescentiel, s'organisant en une remarquable série ramifiée selon des tendances divergentes dans la réalisation de la diaspore, que cette tribu se signale à notre attention. A partir de *Mariscus* la tendance générale est à la réduction de l'épillet à une fleur fertile unique. Deux directions divergent alors, l'une dans laquelle, la bractée restant seule bien développée, les autres pièces de l'épillet régressent en enveloppant le fruit (série de *Lipocarpha*); dans cette série l'abscission de la diaspore s'effectue *sous la préfeuille*, et peut-être vaudrait-il mieux faire partir ce rameau de *Cyperus* plutôt que de *Mariscus;* dans l'autre direction la spécialisation porte sur une régression de bractée et préfeuille, au profit de la première glume qui peut demeurer seule présente (*Rikliella*) ou devenir hautement spécialisée en utricule (*Ascolepis capensis*). Cette seconde lignée dérive sans doute directement de *Mariscus*, tout comme le court rameau *Sphaerocyperus-Remirea*, très proche de *Mariscus chrysocephalus* (taxons dont le statut générique mérite peut-être révision?).

Peut-être nous reprochera-t-on d'avoir souvent fait dériver les genres *les uns des autres*, sans respecter une prudence qu'il est généralement de bon ton d'afficher en les situant tous sur des rameaux latéraux d'un tronc résolument inconnu et supposé disparu. Nous ne prétendons certes pas que les espèces actuelles dérivent les unes des autres (encore que certains cas soient à cet égard bien troublants, cf. *Cyperus distans-Mariscus longibracteatus*, ou *Ascolepis dipsacoides* - *Rikliella kernii*). Mais nous croyons qu'au moins pour les portions terminales des phylums, les espèces éteintes depuis peu, situées aux points de ramification, appartenaient déjà bien aux genres tels que nous les délimitons actuellement. Ceci nous frappe particulièrement dans la lignée des Cypérées où, nous l'avons dit, le foisonnement des formes concentrées en Afrique sud-orientale rend les coupures génériques difficiles et laisse l'impression que cette explosion évolutive est récente et n'a encore subi que peu d'extinctions.

BIBLIOGRAPHIE

(1) ADAM, J. G. — Itinéraires botaniques en Afrique Occidentale. Flore et végétation d'hiver de la Mauritanie Occidentale, Journ. Agr. Trop. et Bot. Appl. 9 236 p. (1962).

(2) Chermezon, H. — Cypéracées, *in* Humbert, H., Flore de Madagascar **29**, 335 p. (1937).
(3) Duval-Jouve, J. — Étude histotaxique des *Cyperus* de France, Mém. Ac. Sc. Let. Montpellier **8** : 347-413 (1874).
(4) Haines, R. W. & Lye, K. A. — Studies in African *Cyperaceæ* IV. *Lipocarpha* R. Br., *Hemicarpha* Nees, and *Isolepis* R. Br., Bot. Notis. **124** : 473-482 (1971).
(5) Hamilton, G. — Prodromus plantarum Indiæ Occidentalis, 67 p., London (1825).
(6) Holm, Th. — Studies in the *Cyperaceæ* IX. The genus *Lipocarpha* R. Br., Amer. Journ. Sc., ser. 4, **7** : 171-183 (1899).
(7) Hooper, S. S. — New taxa, names and combinations in *Cyperaceæ* for the « Flora of West Tropical Africa », Kew Bull. **26** (3) : 577-583 (1972).
(8) Hooper, S. S. et Napper, D. — *Cyperaceæ*, *in* Hutchinson, J. & Dalziel, J. M., Flora of West Tropical Africa, ed. 2, **3** (2) : 278-349 (1972).
(9) Juguet, M. — Embryogénie des *Cyperaceæ* et des familles voisines. Application à la connaissance de l'embryon des Monocotylédones et à la Systématique. Thèse, Amiens, 300 p. (1971), ronéo.
(10) Koyama, T. — Classification of the family *Cyperaceæ* (1), Journ. Fac. Sc. Univ. Tokyo, sect. Bot. **8** : 37-148 (1961).
(11) Koyama, T. — Classification of the Family *Cyperaceæ* (3), Quarterl. Journ. Taiwan Mus. **14** : 159-194 (1961).
(12) Kükenthal, G. — *Cyperaceæ* (*Cypereæ*), in Engler A. & Diels L., Das Pflanzenreich (*Cyperaceæ*) IV, **20**, 671 p. (1935-36).
(13) Kükenthal, G. — *Cyperaceæ*, in Peter, A., Flora von Deutsch-Ostafrika, Repert. Sp. Nov. Beih. **40** (1) : 381-540 (1936-37), et Anhang : 123-142 (1936-38).
(14) Lamarck, J. B. de — Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. Botanique, **1**, 496 p. (1791-97).
(15) Lerman, J. C. & Raynal, J. — La teneur en isotopes stables du carbone chez les Cypéracées; sa valeur taxonomique, C.R. Ac. Sc. Paris **275** : 1391-1394 (1972).
(16) Lye, K. A. — Studies in African *Cyperaceæ* II. The genus *Oxycaryum* Nees, Bot. Notis. **124** : 280-286 (1971).
(17) Lye, K. A. — Studies in African *Cyperaceæ* III. A new species of *Schoenoplectus* and some new combinations, Bot. Notis. **124** : 287-291 (1971).
(18) Metcalfe, C. R. — Anatomy of the Monocotyledons, V. *Cyperaceæ*, Oxford, 597 p. (1971).
(19) Palla, E. — Zur Kenntnis der Gattung « *Scirpus* », Bot. Jahrb. **10** : 293-301 (1889).
(20) Raymond, M. — An unusual African *Bulbostylis*, Mém. Jard. Bot. Montréal **55** : 36-39 (1962).
(21) Raynal, J. — Notes cypérologiques : XI. Sur quelques *Scirpus* et *Ascolepis* de l'Ancien monde, Adansonia ser. 2, **8** (1) : 85-104 (1968).
(22) Raynal, J. — Répartition et évolution des modes de photosynthèse chez les Cypéracées, C. R. Ac. Sc. Paris **275** : 2231-2234 (1972).
(23) Rikli, M. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide, Jahrb. wiss. Bot. **27** : 485-580 (1895).
(24) Van der Veken, P. — Contribution à l'embryographie systématique des *Cyperaceae-Cyperoideæ*, Bull. Jard. Bot. Et. Brux. **35** (3) : 285-354 (1965).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum. Paris.